Zur Kenntniss des Baues der Insectenmuskeln.

Von Dr. **Rudolf v. Limbeck**,

Assistenten am deutschen physiologischen Institute in Prag.

(Mit 1 Tafel und 2 Holzschnitten.)

Bereits seit längerer Zeit ist es bekannt, dass nicht nur die Muskelfasern verschiedener Thiere, sondern auch die einer und derselben Species hinsichtlich ihres Baues und ihrer Function ganz wesentliche Verschiedenheiten darbieten. Dies gilt, wie im Folgenden zu zeigen sein wird, in besonderem Masse für die Insecten, bei welchen man schon mit blossem Auge zwei durch verschiedene Färbung gekennzeichnete Muskelarten zu unterscheiden vermag. Hinsichtlich der Wirbelthiere sei auf die schon längst beobachtete Thatsache aufmerksam gemacht, dass z. B. beim Haushuhn die Muskeln der Brust gegenüber denjenigen der Extremitäten durch ihre blasse Färbung abstechen.

Bezüglich der Muskeln der Säugethiere erwähnt schon Krause in seiner Anatomie des Kaninchens (1868), dass nicht alle Muskeln dieses Thieres ein gleiches Aussehen haben. Einige z. B. der *Semitendinosus* sind schön roth gefärbt, während die Mehrzahl der übrigen Muskeln, wie z. B. der Adductor magnus blass und mehr weisslich aussehen. Kühne[1] zeigte, dass die Ursache dieser Erscheinung vor Allem in einem stärkeren Hämoglobingehalt der ersteren zu suchen ist.

Später lieferte Ranvier[2] den wichtigen Nachweis, dass man es hier in der That mit zwei wesentlich verschiedenen Arten von Muskeln zu thun hat, die sowohl histologisch, als auch physiologisch bemerkenswerthe Verschiedenheiten darbieten.

---

1 Über den Farbstoff der Muskeln. Virchow's Archiv. 33, pag. 79.

2 Archives de physiologie par Brown-Sequard 1874.

Die histologischen Unterschiede der rothen und blassen Kaninchenmuskeln bestehen nach Ranvier im Wesentlichen in Folgendem: Die Fasern der rothen Muskeln zeigen im Vergleich zu jenen der blassen viel kleinere Querschnitte, und während bei den rothen die zahlreichen Kerne rund, ziemlich gross und meist peripher gestellt sind, liegen die spärlicheren Kerne der blassen unregelmässig in der Faser verstreut, sind länglich oval und viel kleiner als die der rothen. Meyer's[1] Angaben, die sich auf die Muskeln des Meerschweinchens beziehen, lauteten ähnlich. Abgesehen von den eben ausgeführten Thatsachen, welche zur Unterscheidung jeder dieser Muskelarten ausreichen würden, bestehen auch noch auffallende Unterschiede in Bezug auf die Art und Weise, wie sich die Blutgefässe in diesen Muskeln ausbreiten. Während die blassen Muskeln ein langmaschiges Capillarnetz haben, bestehen nach Ranvier in den rothen Muskeln aneurysmatische Erweiterungen der Blutbahnen, die eine grössere Blutfülle dieser Muskeln bedingen und ihre schön rothe Farbe zum Theil mit erklären.

Den histologischen Verschiedenheiten der rothen und weissen Muskeln entsprechen, wie ebenfalls Rauvier gezeigt hat, auch functionelle Unterschiede. Die Zuckungscurve der rothen Muskeln ist in allen ihren Theilen viel gedehnter, als die der blassen, eine Angabe, die durch zahlreiche spätere Untersuchungen ihre Bestätigung fand. Seit Ranvier diese Resultate veröffentlicht hat, wurde die histologische Literatur durch viele Arbeiten bereichert, die sich jedoch meist nur mit den feineren Structurverhältnissen der Muskelfaser im Oberflächenbilde, oder der einzelnen Primitiv-Fibrille befassten. Dieselben haben so viel Einzelheiten zu Tage gefördert, dass man fast glauben konnte, es werde kaum mehr eine für die Auffassung des Baues der quergestreiften Muskelfaser wichtige Thatsache gefunden werden können.

Eine Arbeit von G. Retzius[2] über die Muskelfasern der Insecten und Wirbelthiere, die durch die Originalität der Befunde

---

[1] Über rothe und blasse quergestreifte Muskeln. Archiv f. Physiologie von Du Bois-Reymond, 1875, pag. 217.

[2] Biologische Untersuchungen. Jahrgang 1881.

sowohl als auch durch die eigenartige Deutung derselben alle bisherigen Anschauungen von dem Bau der quergestreiften Muskelfaser umzustossen schien, zeigte jedoch, dass unsere Kenntniss selbst über die gröberen Structurverhältnisse noch keineswegs als abgeschlossen betrachtet werden können.

Retzius arbeitete hauptsächlich an den Hüftmuskeln von *Dytiscus marginalis* und dehnte seine Untersuchungen erst später auf andere Insecten und auf einige Wirbelthiere aus. Er betrachtet die Grenzen der Cohnheim'schen Felder nicht als den optischen Ausdruck der an diesen Stellen stärker angehäuften „Zwischensubstanz", die als ein Netz von Scheidewänden die ganze Länge der Muskelfaser durchsetzt, sondern als das Ergebniss in regelmässigen Abständen von einander stehender Fadennetze, welche von den Zellfortsätzen der Muskelkörperchen gebildet werden. Auf dem Oberflächenbilde der Faser erscheinen diese Zellfortsätze als Punkte, die sich in die Tiefe bis auf eine kurze Strecke verfolgen lassen, und bedingen als Querkörnerreihen 1., 2. und 3. Ordnung die gerade an den Insectenmuskeln so leicht erkennbaren complicirten Bilder von Querstreifung.

Retzius gründete, wie schon erwähnt, seine Ansicht auf Präparate von vergoldeten Muskelfasern von *Dytiscus marginalis*, dehnte sie jedoch auch auf die Muskelfasern anderer Insecten, wie *Musca*, *Oestrus* und *Notonecta* aus und beschreibt auch für die Muskelfasern von *Astacus*, *Triton* und *Turdus* Ähnliches.

Bremer,[1] welcher sich in neuerer Zeit mit demselben Gegenstande beschäftigte, betrachtet die Cohnheimischen Felder des Muskelquerschnittes ebenfalls als gebildet durch Fadennetze, welche durch Zellfortsätze der Muskelkörperchen hergestellt werden, und weicht von Retzius nur in der Deutung der einzelnen Schichten ab.

Diese allen bisherigen Anschauungen widerstreitenden Angaben bedurften der Prüfung und sollen im Nachfolgenden eine eingehende Besprechung erfahren. Von der Nachuntersuchung der Retzius'schen Befunde am *Dytiscus marginalis* ausgehend,

[1] Über die Muskelspindeln nebst Bemerkungen über Structur, Neubildung und Innervation der quergestreiften Muskelfaser. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII, pag. 318.

prüfte ich auch die übrigen Muskeln dieses Käfers und anderer Insecten und vermochte zwar alle thatsächlichen Angaben des genannten Forschers zu bestätigen, ohne mich jedoch seiner Deutung der gewonnenen Bilder anschliessen zu können.

Als Untersuchungsobject dienten die Muskeln folgender Arthropoden: *Geotrupes stercorarius*, *Oryctes nasicornis*, *Dytiscus marginalis*, *Staphylinus erithropterus*, *Necrophorus vespillo*, *Blaps mortisaga*, *Chrysomela populi*, *Apis mellifica*, *Bombus terestris*, *Musca domestica*, *Musca vomitoria*, *Blatta orientalis*, *Nepa cinerea*, *Notonecta glauca*, *Lithobius forficatus* und *Tegenaria domestica*.

Die Muskeln wurden stets frisch getödteten Thieren entnommen und je nach dem verschiedenen Zwecke und dem verschiedenen Materiale, dessen Eigenschaften ich während der Untersuchung kennen lernte, in verschiedener Weise behandelt. Manche Muskeln, so z. B. die Flugmuskeln wurden, dem Körper frisch entnommen, durch einen Ätherspray gefrieren gemacht und dann senkrecht zu ihrer Axe in feine Schnitte zerlegt. Der Grund, der bestimmend war, diese im Allgemeinen für Muskelfasern gerade nicht zu empfehlende Methode anzuwenden, liegt in dem ausserordentlich lockeren Zusammenhang der Fibrillen dieser Muskeln, und ausserdem in dem Umstande, dass sich für sie auch die Einbettung in Chloroformparaffin nicht empfiehlt, wie späterhin begründet werden soll.

Bei den Hüftmuskeln verwendete ich, wo es die Masse derselben halbwegs gestattete, die von Löwit [1] angegebene Gold-Ameisensäure-Methode mit Vortheil und wich nur insoferne von seiner Vorschrift ab, als, wenn Querschnitte zu machen waren, die Muskeln auf längere Zeit, also auf 1—2 Stunden in die Lösung des Goldsalzes gebracht wurden. Man erzielt dadurch eine gleichmässigere Färbung und bekommt unter günstigen Bedingungen sehr schöne Bilder.

Nicht bei allen Objecten war es möglich, Präparate von Bauchmuskeln in der angegebenen Weise zu bekommen, da bei vielen Insecten, die an und für sich schon klein sind, wie *Musca*,

---

[1] Die Nerven der glatten Musculatur. Sitzb. der kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Bd. LXXI.

oder bei denen die Muskeln der Hüfte verhältnissmässig unentwickelt sind, wie beim Nashornkäfer, es auf grosse Schwierigkeiten stossen würde, dieselben anatomisch so zu präpariren, dass man daran denken könnte, mikroskopisch verwendbare Schnitte zu erlangen. Unter solchen Umständen bewährte sich folgendes Verfahren ganz gut: Mit einem feinen Messer wurde die gesammte Musculatur des Bruststückes, das noch im Zusammenhange mit dem Bauchtheile stand, herausgeschält und das so gewonnene Muskelconglomerat auf das Gefriertischchen gelegt.

Die Schnittrichtung genau zu bestimmen, war oft nicht nothwendig, da bei einem solchen Verfahren die einzelnen Muskelfasern in den verschiedensten Richtungen durcheinander zu liegen kommen, und man, wenn das Muskelklümpchen gefroren war, stets unter vielen Schnitten, welche die Muskelfaser in schräger Richtung getroffen hatten, auch immer reine Querschnitte vorfand. Eine ähnliche Methode wurde auch bei Objecten angewendet, die an und für sich wegen ihrer Kleinheit eine Präparation der einzelnen Muskeln sehr erschwert haben würden, wie z. B. bei *Apis* und *Musca*. Jenen Insecten, welche mit keiner zu festen Chitinschale umkleidet sind, wurde das ganze Mittelstück herausgeschnitten und dieses durch eine dünne Lösung von Gummi arabicum oder durch einen Tropfen Collodium auf dem Gefriertischchen in einer geeigneten Orientirung aufgeklebt, hierauf gefroren und geschnitten.

Die Gefriermethode bietet für die Untersuchung quergestreifter Muskeln neben einigen Nachtheilen, doch auch manchen wesentlichen Vortheil. Was die Nachtheile anbelangt, muss vor Allem des Umstandes gedacht werden, dass manche Muskelfasern in ihrer Continuität zerstört werden.

Man findet dann in solchen Muskelfasern unregelmässige Risse und Sprünge, die der Beobachtung der einzelnen Details natürlich wesentlich Eintrag thun müssen.

Gleichzeitig darf nicht unerwähnt bleiben, dass nicht alle Muskeln der Insecten gleichmässig darunter leiden.

So werden besonders die im Thorax gelegenen Flugmuskeln durch das Gefrieren fast gar nicht geschädigt. Schlechtere Resultate bekommt man schon bei den Hüftmuskeln der Insecten

und insbesondere bei den Muskeln von Wirbelthieren, wo diese Methode höchstens dann in Anwendung gebracht werden kann, wenn es sich nicht um die feineren Structurverhältnisse in der einzelnen Muskelfaser selbst handelt, sondern blos darauf ankommt, ein Übersichtspräparat zu erhalten.

Der zweite nicht unwesentliche, bei der Arbeit oft sehr störende Nachtheil der Gefriermethode ist der, dass in Schnitten von Muskeln, deren einzelne Fasern lockerer aneinander liegen, diese sich leicht an ihrer Peripherie umbiegen. Solche Präparate weisen bei einer gewissen Einstellung des Tubus meist unregelmässig verbogene Wülste auf, die einen centralen, grösseren Hohlraum umschliessen und dem umgeschlagenen Rande der einzelnen Muskelfasern entsprechen.

Von den feineren Structurverhältnissen ist dann meist nur wenig zu sehen. Bei den Muskeln der Insecten kommen die eben erwähnten Nachtheile weniger zur Geltung, dafür treten die Vortheile der Gefriermethode hier doppelt hervor. Vor Allem hat man bei dieser Präparationsweise nicht mit Schrumpfungserscheinungen zu rechnen, die bei den meisten irgendwie gehärteten Objecten in Betracht kommen. Beim Wiederaufthauen tritt allerdings bisweilen eine merkliche Quellung auf, die jedoch, wenn sie wirklich besteht, nur noch dazu beiträgt, das ohnehin schöne Bild deutlicher hervortreten zu lassen. Sehr nützlich fand ich die Härtung durch Überosmiumsäure (1 : 100), und zwar wurden entweder die dem gefrorenen Stücke entnommenen Schnitte selbst theils unter dem Deckglas, theils in einem Uhrschälchen auf kurze Zeit (1—2 Minuten) ihrer Einwirkung ausgesetzt, oder ich brachte das ganze zu untersuchende Muskelstückchen je nach seiner Dicke auf 5—15 Minuten in die genannte Lösung und untersuchte dann theils frisch, theils nach vorhergegangener Härtung in Alkohol.

Zur Kernfärbung verwendete ich theils einfaches Hämatoxylin, theils benützte ich die in neuester Zeit von Heidenhain[1] anempfohlene Tinctionsmethode mit einer wässerigen Hämatoxylinlösung und chromsaurem Kali.

---

[1] Eine neue Verwendung des Hämatoxylin. Archiv f. mikros. Anat. Bd. XXIV. Heft 3, pag. 468

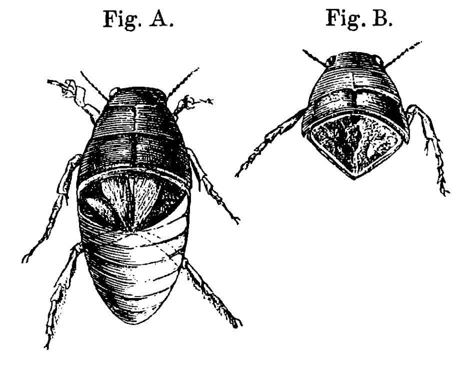
Auch die Färbung mit Gentianaviolett wurde hie und da in Anwendung gebracht. War ein schon gehärteter Muskel zu untersuchen, so erwies sich die Einbettung desselben in Chloroformparaffin als sehr zweckentsprechend.

Da man, wie sich zeigen wird, genöthigt ist, bei den Insecten zwei Muskelarten zu unterscheiden, die anatomisch solche Verschiedenheiten aufweisen, dass man, auch wenn nichts Näheres darüber bekannt wäre, sich zu der Annahme gedrängt sehen würde, dass hier auch functionelle Verschiedenheiten bestehen müssen, und da, soweit meine Erfahrungen reichen, beide Muskelarten bei den Insecten räumlich gesondert vorkommen, so sei noch kurz Folgendes über die grob anatomischen Verhältnisse derselben vorausgeschickt, wie sie, um ein Beispiel zu wählen, bei *Dytiscus marginalis* vorgefunden werden. — Schon mit blossem Auge erkennt man, wenn man den Hinterleib und die Brust des genannten Käfers eröffnet, einen Unterschied zwischen den Muskeln, die dann zu Tage treten. Während die im Hinterleibe gelegenen Muskeln schön weiss sind, haben die den Thorax fast ausfüllenden Muskeln eine gelbliche, fast braune Farbe und stechen dadurch auffallend von den ersteren ab.

Hat man nach Entfernung der chitinösen Flügeldecken den Hinterleib des Käfers an seinem Afterende eröffnet, schlägt hierauf die obere Bauchwand zurück, und entfernt die vorliegenden Eingeweide, so gewahrt man zwei kegelförmige, weisse Muskeln, welche mit ihrer Basis vom dorsalen Theile des hinteren Brustsegmentes entspringend sich mit ihrer Spitze am hintersten Fusspaare inseriren. (Fig. *A*.). Die Insertionsstellen dieser beiden Muskeln sind sehr nahe aneinandergerückt, so dass diese sich in der Mittellinie mit ihrer Mantelfläche fast berühren und dadurch eine fast kartenherzförmige Figur bilden. — Zwischen ihnen liegt der Bauchgrat, welcher einem Theile der Muskelfasern als Ansatzstelle dient. Es sind dies die Hüftmuskeln, welche bei diesem Käfer die grössten weissen Muskeln repräsentiren. Durch leichte mechanische Reizung kann man sich über die Function derselben Klarheit verschaffen. Das letzte Fusspaar wird durch sie nach unten und innen bewegt. Entfernt man diese Muskeln, so gewahrt man, dass vor ihnen schon jene gelblichbraunen Muskeln liegen, deren oben Erwähnung geschah. Von der Anordnung dieser kann

man sich an einem Durchschnitt, der hinter dem zweiten Fusspaar senkrecht zu der Längsaxe des Käfers geführt wurde, überzeugen.

Fig. A. Fig. B.



(Fig. *B.*) Man sieht hier äusserst kräftige Balken, welche pfeilergleich zwischen der Rücken- und Bauchplatte ausgespannt sind, und welche sämmtlich dem Flugapparate angehören. Auf die Detailschilderung der einzelnen Muskeln hier einzugehen, dürfte unnöthig sein, indem es sich blos darum handelt, die Muskeln, deren histologische Structur geschildert werden soll, ihrer Localität nach zu beschreiben.

Im Nächstfolgenden soll der histologische Aufbau dieser zwei Muskelarten der Insecten geschildert werden, und zwar will ich die dem Flugapparat dienenden Muskeln zuerst besprechen.

I. Die Muskeln des Flugapparates.

Um die Structurverhältnisse dieser Muskeln an einem concreten Beispiele zu schildern, wähle ich den *Oryctes nasicornis* weil sich bei ihm unter den von mir untersuchten Thieren die betreffenden Verhältnisse am deutlichsten erkennen lassen.

Nimmt man aus dem Thorax dieses Käfers ein Muskelbündel heraus und versucht es auf einem Objectträger auszubreiten, so fällt vor Allem auf, dass die ganze Muskelsubstanz ungemein weich und schmierig ist. Bei Zusatz eines Wassertropfens oder physiologischer Kochsalzlösung löst sich in der Regel ohne weiteres Zuthun das Muskelbündel in seine einzelnen Elemente auf, wobei sich gleichzeitig die Zusatzflüssigkeit auffallend trübt. Man sieht mit blossem Auge grössere oder kleinere Fäden von verhältnissmässig bedeutender Dicke schwimmen, die, wie man sich schon bei schwacher Vergrösserung überzeugt, gewöhnlich

Bündeln von Muskelfibrillen entsprechen. — Der Druck des Deckgläschens genügt dann oft schon, um brauchbare Oberflächenbilder herzustellen, und vielfach gelingt es sogar, an ganz frischen Organen durch diesen schwachen mechanischen Eingriff einzelne Fibrillen ganz isolirt darzustellen. In Kochsalzlösung frisch zerzupft bieten die Thoraxmuskeln ein eigenthümliches Bild dar. Während die gesammte Zusatzflüssigkeit von grösseren und kleineren Fetttröpfchen dicht erfüllt ist, sieht man die grösseren und kleineren Fibrillenbündel in der Regel von einer feinkörnigen Masse dicht umhüllt (Fig. 1), in welcher die erwähnten Fetttröpfchen enthalten sind, und welche sich auch zwischen die einzelnen Fibrillen eindrängt. Dadurch wird es bedingt, dass man an grösseren Fibrillenconglomeraten von einer Querstreifung im Ganzen nur wenig zu Gesichte bekommt, während dagegen die durch den fibrillären Bau bedingte Längsstreifung überall auf das deutlichste hervortritt, so dass hinsichtlich der Präformation der Fibrillen an diesem Objecte nicht der geringste Zweifel aufkommen kann.

An Stellen, die nicht so dicht mit der erwähnten fetthaltigen Masse bedeckt sind, sieht man deutlich an frischen Präparaten noch mit Luft gefüllte Tracheenäste sich an das Fibrillenbündel anlegen (Fig. 2) und sich hier verzweigen. Selbst die feinsten Äste derselben sind durch die in ihnen enthaltene Luft deutlich erkennbar, und so bekommt man auf dem Fibrillenbündel selbst oft ein überaus feines Netzwerk von schwarzen Linien zu sehen. Die grösseren Tracheenäste treten in kurzen Abständen von verschiedenen Seiten an das Bündel heran, und zwar so dicht, dass es auf diesem nur wenige Stellen gibt, welche frei von Tracheenverzweigungen sind.

Solche Präparate lassen unter Umständen bei stärkerer Vergrösserung ein Structurverhältniss erkennen, das, wie gezeigt werden soll, für die Auffassung sowohl des Baues, wie auch der physiologischen Function dieser Muskeln von grösster Wichtigkeit ist. An guten Stellen, d. h. an denjenigen Punkten, an welchen die umhüllende protoplasmatische Substanz fortgeschwemmt oder sonst irgendwie entfernt worden ist, kann man nämlich wahrnehmen, dass die feinsten Tracheenäste sich in das Fibrillenbündel selbst einsenken. (Fig. 3).

Über das weitere Schicksal derselben gibt erst das Querschnittsbild näheren Aufschluss, welches später noch erörtert werden wird. Der ungemein leichte Zerfall der Fibrillenbündel in die einzelnen Elemente ist schon erwähnt worden. Auf die feineren Structurverhältnisse der einzelnen Thoraxfibrillen an dieser Stelle näher einzugehen, dürfte überflüssig erscheinen, umsomehr als sie schon zu wiederholtenmalen von Histologen ersten Ranges beschrieben wurden, und es sich mir vor Allem um die Untersuchung des Querschnittsbildes handelte, indem gerade diese über die Verschiedenheiten im Bau der Muskeln den sichersten Aufschluss zu verschaffen geeignet ist.

Betrachtet man den Querschnitt eines durch Gefrieren erhärteten und in 0·6% Kochsalzlösung liegenden Thoraxfibrillenbündels (Fig. 4), so erscheinen bei mässiger Vergrösserung die quergeschnittenen Muskelfasern als runde oder ovale Scheiben, die an ihrer ganzen Peripherie von jener schon genannten fetthaltigen Protoplasmamasse umschlossen werden. Zahlreiche feinere Tracheenäste, deren bereits bei Schilderung des Oberflächenbildes gedacht wurde, senken sich von allen Seiten dem Centrum der Querschnittsfigur zustrebend in das Fibrillenbündel ein. Dieselben zweigen sich von etwas grösseren Ästen ab, deren Verzweigungen sich an die Oberfläche der Fasern anlegen, sie innig umschliessen und dann von dort aus feine Zweigchen in das Fibrillenbündel entsenden. Von weiteren Theilungen dieser Äste kann man bei schwacher Vergrösserung und wenn das Präparat frisch in Kochsalzlösung liegt, nicht viel sehen, da eine Unzahl von Körnchen und Tröpfchen die Zwischensubstanz des ganzen Fibrillenbündels durchsetzt und die kleinen in ihr eingelagerten Tracheenäste verdeckt. Setzt man jedoch zu dem Präparate einen Tropfen Glycerin hinzu, so wird dasselbe hinreichend aufgehellt, um selbst die feinsten Verzweigungen der Tracheen mit Deutlichkeit hervortreten zu lassen. (Fig. 5 und 6.) Bei etwas stärkerer Vergrösserung erscheint dann das ganze Fibrillenbündel von feinen Tracheenverzweigungen durchzogen.

Mehrere stärkere Ästchen senken sich in dasselbe ein, geben nach rechts und links feinste Zweige ab, die untereinander sich wiederum zu verbinden und so ein Netzwerk zu bilden scheinen, das an überaus feine Capillaren erinnert. So erscheint das

Bild allerdings nur, wenn die Tracheen mit Luft gefüllt sind, also in vollkommen frischem Zustande, während man später kaum die gröbsten Verzweigungen zu erkennen vermag. (Fig. 7.) Daher ist es auch unmöglich, an Alkoholpräparaten, insbesondere nach darauffolgender Einbettung in Paraffin oder irgend eine andere Masse, diese Structurverhältnisse wahrzunehmen, denn durch jedes solche Verfahren werden die feinen Tracheen luftleer gemacht.

Die Frage, ob alle jene schwarze Linien, welche auf den ersten Blick als Tracheenästchen imponiren, wirklich auch solche sind, ist schwer zu entscheiden. Nach den vielen Querschnittsbildern, welche ich beobachtete, glaube ich sagen zu können, dass die gröberen Tracheenäste, sobald sie in das Innere des Fibrillenbündels eingetreten sind, wohl nach allen Seiten secundäre Ästchen abgeben, dass aber diese Verzweigung nicht bis zu dem Grade fortschreitet, als dies oft auf den ersten Anblick der Fall zu sein scheint. Nicht jede einzelne Fibrille wird von Tracheenverzweigungen umschlossen, vielmehr sieht man bei starken Vergrösserungen, dass die einzelnen Ästchen zwar sehr fein werden, jedoch immer eine Gruppe von Fibrillen versorgen. (Fig. 8.) — Das starke Lichtbrechungsvermögen der Zwischensubstanz bewirkt es, dass man im Anfang die, die einzelnen Fibrillen umgebenden Kittleisten mit feinsten Tracheenästchen verwechseln kann.

Innerhalb der Maschen des Tracheennetzwerkes erkennt man leicht die am Querschnitt fast kreisrund erscheinenden Fibrillen, deren Durchmesser immer im Vergleich zu den ausserordentlich feinen Fibrillen der Fussmuskeln sehr beträchtlich erscheint. Dass diese als Fibrillenquerschnitte bezeichneten kreisförmigen Figuren in der That solchen entsprechen, beweist das Bild, welches entsteht, wenn man einem frischen in Kochsalzlösung liegenden Präparate einen Tropfen verdünnter Essigsäure zusetzt. Das Querschnittsbild vergrössert sich dann zusehends, indem die contractile Substanz enorm aufquillt und die Kittsubstanz zusammengepresst wird. Man sieht dann eine sehr deutliche Mosaïk (Fig. 9), die aus ziemlich grossen, von stark lichtbrechenden Contouren scharf begrenzten Feldern besteht, welche jedoch selbst wieder in ihrem Inneren keine weitere

Zeichnung erkennen lassen. Die ursprünglich kreisrunde Gestalt derselben ist durch den gegenseitigen Druck, den die gequollenen Fibrillen aufeinander ausüben, stellenweise verloren gegangen, so dass ihre Contouren oft sechseckig, oft auch vollkommen unregelmässig erscheinen. Die Verzweigungen der Tracheenäste sind dadurch, dass die Kittsubstanz sich an dem Quellungsprocess nicht betheiligt hat, und auch durch die Compression, welche sie von Seite der gequollenen Fibrillen erleidet, nicht mehr so deutlich sichtbar, man gewahrt vielmehr nur noch die grösseren Zweige derselben. Oft sind auch diese undeutlich geworden, und man erkennt nur an der radiären Lagerung der Fibrillenquerschnitte diejenigen Stellen, an welchen grössere Tracheenzweige in das Fibrillenbündel eintreten.

Dadurch nun, dass es mir trotz mannigfacher Quellungsversuche nie gelingen wollte, an diesen Fibrillenbündeln ein Sarcolemm nachzuweisen, und dass ich in ihnen auch niemals Muskelkerne sah, glaube ich die Auffassung rechtfertigen zu können, dass diese Thoraxmuskeln nicht aus Muskelfasern bestehen, welche denjenigen der Wirbelthiere entsprechen, dass sie vielmehr durch Fibrillen gebildet werden, von denen immer eine grössere Anzahl durch ein System von Tracheennetzen zusammengehalten wird und so als Analogon einer Muskelfaser erscheint. Ausser dem durch die Tracheen gebildeten Gerüste jedes solchen Fibrillenbündels geht in dessen Zusammensetzung auch noch jene schon zu wiederholtenmalen erwähnte interfibrilläre Masse ein, welche ich in der Folge einfach als „Kitt- oder Zwischensubstanz“ bezeichnen werde, da sie, wie ich glaube, als ein vollkommenes Analogon der auch an Wirbelthiermuskeln durch Goldbehandlung leicht darstellbaren interfibrillären Kittsubstanz angesehen werden muss.

Die Tracheenäste bilden vermöge ihrer festen Consistenz gleichsam das Skelett des Fibrillenbündels, und jene feinkörnige Masse, die Zwischensubstanz, füllt die Lücken aus, welche noch zwischen den einzelnen Fibrillen und den Tracheenästen bestehen. Dieselbe umgibt, wie schon gezeigt wurde, das ganze Bündel in einer ziemlich dicken Schichte und begleitet auch die Tracheen auf ihrem Wege. Oft findet man zwischen den an einander stossenden Fibrillen kleine mattglänzende Körnchen eingelagert, die

eine verschiedene Grösse besitzen. (Fig. 8 u. 10.) Es sind dies die sogenannten „interstitiellen Körner", auf deren Vorkommen schon zu wiederholtenmalen aufmerksam gemacht wurde.

Biedermann[1] bespricht ihr Vorkommen in den Thoraxfibrillen der Hummel und auch Knoll[2] beschreibt vom Herzmuskel der Taube ähnliche Körnerbildung. Über die Bedeutung derselben herrscht jedoch noch tiefes Dunkel. Immerhin ist es schon wegen des Ortes, an dem sie in der Muskelfaser gefunden werden, nämlich in der Kittsubstanz, wahrscheinlich, dass sie zur Ernährung der quergestreiften Muskelfaser in irgend welcher Beziehung stehen. Ist es doch durch die Arbeiten von Arnold[3] und L. Gerlach[4] als erwiesen zu betrachten, dass gerade die Kittsubstanzleisten der Weg sind, auf welchem der Muskelfaser die Nahrung zugeführt wird. Beide vermochten bei ihren Versuchen über die Resorption des indigschwefelsauren Natrons dieses in der quergestreiften Muskelfaser selbst nachzuweisen und immer lag es an denjenigen Stellen, die wie durch die Arbeiten von J. Gerlach,[5] Biedermann[6] u. A. nachgewiesen wurde, die Kittleisten zwischen den einzelnen Fibrillenbündeln sind.

Diese sämmtlichen Befunde wiederholen sich in ihren Hauptzügen bei der Untersuchung anderer Insecten. Die individuellen Verschiedenheiten, welche sich ergeben, beziehen sich einerseits auf die Grössenverhältnisse der Fibrillen, anderseits auf die Vertheilung und Menge der Kittsubstanz, indem diese nicht bei allen von mir untersuchten Insecten in gleicher Mächtigkeit zu finden ist. Was die Grössenverschiedenheiten der den Muskelfasern anderer Thiere analogen Fibrillenbündel betrifft, so muss

---

1 Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskelfaser. Sitzgsb. d. k. Akademie d. Wissenschaften zu Wien. Bd. LXXIV.

2 Über Myocarditis und die übrigen Folgen der Vagussection bei Tauben. Zeitschrift für Heilkunde Bd. I.

3 Über die Abscheidung des indigschwefelsauren Natrons im Muskelgewebe. Virchow's Archiv, Bd. LXXI, 1877.

4 Über das Verhalten des indigschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe lebender Thiere. Erlangen 1876.

5 Das Verhältniss der nervösen und contractilen Substanz des quergestreiften Muskels. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XIII.

6 l. c.

hervorgehoben werden, dass dieselben nicht sehr auffallend sind. Am dicksten schienen sie mir bei *Oryctes nasicornis*, und findet man bei demselben Thiere oft kleinere und grössere Fibrillenbündel nicht weit von einander gelagert. Die absolute Dicke der einzelnen Fibrillen schwankt ebenfalls in nicht beträchtlicher Weise, doch findet man immerhin bei den Hummeln, Bienen und Fliegen die dicksten. Stets erscheinen sie am Querschnitt fast kreisrund und stimmen auch bezüglich ihrer sonstigen Eigenschaften miteinander überein.

Von allen bestehenden Verschiedenheiten fallen jene, welche die Zwischensubstanz betreffen, am meisten auf; sie sind zum Theile darin begründet, dass diese bei manchen Insecten reichlicher, bei manchen spärlicher entwickelt ist, zum Theil aber auch darin, dass die Menge der von ihr eingeschlossenen interstitiellen Körner und Fetttröpfchen schwankt. Die grössten Anhäufungen von Zwischensubstanz fand ich bei *Geotrupes stercorarius* und bei *Oryctes nasicornis*, während sie bei den Hymenopteren, die ich untersuchte, sich nicht in dieser Massenhaftigkeit findet, jedoch hier durch das überaus reichliche Vorkommen von interstitiellen Körnern ausgezeichnet ist. Am grössten sah ich diese bei *Bombus terestris*. Sie treten hier insbesondere an Goldpräparaten zwischen den gequollenen Fibrillen sehr deutlich hervor und sind in Reihen dicht nebeneinander gestellt. Der Einschluss von Fetttröpfchen unterliegt, wie ich zu beobachten Gelegenheit hatte, gleichfalls Schwankungen, so dass bei den Käfern, welche ich untersuchte, im Allgemeinen immer viel mehr Fett vorhanden ist, als bei den Hautflüglern. Alle diese Verschiedenheiten beziehen sich auf mehr oder weniger unwesentliche Einzelnheiten, von denen dahin gestellt bleiben muss, in wie weit sie von der Jahreszeit und der Ernährung des Thieres abhängen.

Der Aufbau aller von mir untersuchten Thoraxmuskeln von Insecten ist in seinen Grundzügen der gleiche, indem immer eine Gruppe von Muskelfibrillen durch Systeme von Tracheenverzweigungen und durch eine reichhaltige Zwischensubstanz zusammengehalten wird und so, obwohl sie kein Sarcolemm und keine Muskelkerne besitzen, dem Untersucher eine wahre, denjenigen der Wirbelthiere ähnliche Muskelfaser vortäuschen.

Die reichliche Versorgung mit Tracheen im Verein mit dem massenhaften Auftreten von Zwischensubstanz zeichnet die gelben Thoraxfibrillen der Insecten vor den quergestreiften Muskeln aller anderen Thiere aus, und es liegt nahe, diese Structurverhältnisse mit der physiologischen Function derselben in Zusammenhang zu bringen. Es sei hier nur daran erinnert, dass an die Leistungsfähigkeit der Flugmuskeln der Insecten ausserordentlich hohe Anforderungen gestellt werden, so dass es kaum überraschen kann, wenn für die Ernährung derselben auch in besonderer Weise gesorgt ist. Vor Allem muss hier die feine Verzweigung der Tracheen in Betracht kommen; während dieselben in den Fuss- und Hüftmuskeln dieser Thiere sich nur zwischen den einzelnen Muskelfasern verzweigen, aber niemals in diese selbst eindringen, treten, wie gezeigt wurde, hier die Tracheen direct in die Fibrillenbündel ein, ein Umstand, der von vorne herein auf einen sehr regen Oxydationsprocess schliessen lässt. Dazu kommt noch der grosse Reichthum an Zwischensubstanz, deren hohe Bedeutung für die Ernährung der contractilen Substanz wohl kaum angezweifelt werden kann. Für einen Muskel, welcher eine so unverhältnissmässig grosse Arbeit zu leisten hat, ist somit besonders gesorgt, damit er fähig bleibe, seine Aufgabe zu erfüllen.

Es ist von Interesse, dass auch bei lungenathmenden Spinnen den gelben Thoraxmuskeln der Insecten analoge Muskeln vorkommen. Sie treten hier allerdings gegenüber den anderen mit lamellösem Bau, von denen unten noch ausführlich zu sprechen sein wird, in den Hintergrund, zeigen aber im Übrigen ganz die gleichen Structurverhältnisse wie dort. In Folge ihrer geringen Entwicklung kann man sie bei oberflächlicher Untersuchung leicht übersehen, indessen gelingt es auf Schnitten, die parallel zur Körperaxe und senkrecht auf die Medianebene durch das Bruststück geführt werden, unter der grossen Menge quer und schräg durchschnittener lamellöser Muskeln einige Querschnitte zu sehen, welche durch ihren abweichenden Bau sofort auffallen. (Fig. 11.) Dieselben zeigen im Grossen dieselben Formverhältnisse, wie sie für die tracheenführenden Muskeln der Insecten beschrieben wurden, kennzeichnen sich jedoch gegenüber jenen durch folgende Merkmale:

1. Dieselben führen keine Tracheen.
2. Die Kittsubstanz ist nicht in jener Massenhaftigkeit vorhanden, wie dies dort beschrieben wurde.
3. Die Querschnitte der einzelnen Fibrillen sind viel kleiner, als bei den Muskeln der Insecten und
4. führen dieselben Kerne und besitzen, wie es scheint, ein Sarcolemm.

Hinsichtlich dieses letzten Punktes vermochte ich zu keinem vollkommen sicheren Urtheil zu gelangen, doch habe ich oft besonders an Zupfpräparaten, welche durch Zusatz von verdünnter Essigsäure gequollen waren, ein zartes, homogenes Häutchen, oder oft auch nur Fetzen eines solchen in der unmittelbaren Nähe einer solchen Muskelfaser gesehen, so dass ich mich wohl für berechtigt halte, die Vermuthung auszusprechen, dass diese Fasern ein echtes Sarcolemm besitzen. Ist dies der Fall, so steht wohl nichts im Wege, sie im Gegensatz zu den gelben Thoraxmuskeln der Insecten als echte Muskelfasern aufzufassen. Immerhin muss es noch weiteren Studien vorbehalten bleiben, über diese noch unklaren Verhältnisse einiges Licht zu verbreiten.

II. Muskeln der Beine.

Zum Studium dieser im Vergleich zu den gelblichen Muskeln des Flugapparates blassen Muskeln, eignet sich unter allen von mir untersuchten Thieren der *Dytiscus marginalis* am besten, und zwar sind besonders die Hüftmuskeln dieses Käfers ein überaus günstiges Object. Wie schon oben erwähnt, stellen diese zwei kegelförmige Gebilde dar, die, im Hinterleibe des Käfers gelegen, sich mit der Mantelfläche gegenseitig berühren und deren Spitzen nach hinten und unten gerichtet sind. Diese Muskeln bewegen das letzte Fusspaar dieses Käfers, welches in jene langen Ruder umgewandelt ist, die ihn zum Schwimmen befähigen.

Bezüglich der Untersuchungsmethode will ich nur bemerken, dass die Goldmethode mir sowohl an dem genannten Objecte, wie überhaupt bei den nunmehr zu beschreibenden Muskelfasern der Insecten sehr gute Dienste leistete. Ich will daher auch zunächst das Aussehen derartig gelungener Goldpräparate schildern, weil die feineren Structurverhältnisse und insbesondere

das Verhalten der Zwischensubstanz zur contractilen Substanz hier oft so zu sagen mit schematischer Klarheit hervortritt.

Ein Zupfpräparat, welches von solch' einem mit Gold imprägnirten *Dytiscus*-Muskel angefertigt wird, zeigt das schon von Retzius so genau beschriebene Oberflächenbild der Fasern, welche durchschnittlich eine Dicke von 0·0576—0·0648 Mm. besitzen, eine feine Querstreifung zeigen, und drei bis vier breite, längs verlaufende Züge einer mattgefärbten granulirten Substanz durchschimmern lassen, in welcher eiförmige Kerne eingebettet liegen. (Fig. 12.)

Bei stärkerer Vergrösserung kann man deutlich unterscheiden, dass sich die Querstreifen in neben einander liegende, durch Gold roth oder blau gefärbte Punkte auflösen lassen, die meist durch einen feinen, dunklen Querstreifen verbunden sind. (Fig. 13.)

Dies entspricht dem, was Retzius als Körnerreihen erster und zweiter Ordnung beschrieben und mit den von verschiedenen Forschern beobachteten Querstreifensystemen identifizirt hat.

Ausserdem gewahrt man jedoch, dass die Körnchen je zweier übereinander liegender Querstreifen auch in der Längsrichtung der Faser durch feine, mit Gold gefärbte Linien verbunden sind. Durch diese aufeinander senkrecht stehenden, feinen Linien werden kleine, nebeneinander liegende Recktecke gebildet, in deren Ecken je ein dunkles Körnchen zu liegen kommt, eine Zeichnung, die durch ihre Regelmässigkeit den Eindruck macht, als wäre die Muskelfaser in zwei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen, von denen die eine mit der Längsaxe der Faser parallel läuft, linirt. Der Unterschied der verschiedenen Körnerreihen wird durch die verschiedene Grösse der die einzelnen Querstreifen bildenden Körnchen bedingt. Die Körnchen der den Krause'schen Querstreifen entsprechenden Reihen sind die gröbsten, während die der beiden anderen viel kleiner sind, sonst aber untereinander keine besonderen Verschiedenheiten aufweisen. Die einzelnen Körnchen, durch welche die Querstreifen gebildet werden, zeigen ferner noch eine auch schon von Retzius gewürdigte Eigenschaft. Betrachtet man eines oder das andere derselben, welches am Rande der Muskelfaser liegt, so kann man schon durch eine kleine Verstellung des

Tubus sich davon überzeugen, dass das scheinbar allseitig abgegrenzte Körnchen sich in die Tiefe verfolgen lässt, dass man es also hier nicht etwa mit einem Körnchen im wahren Sinne des Wortes zu thun hat, sondern dass jener dunkle Punkt das Ende eines sehr feinen Stäbchens ist, welches von der Peripherie aus sich in das Innere der Faser einsenkt. Es ist natürlich, dass man diese Wahrnehmung an jenen Stellen machen kann, auf welche der Beschauer schief herabblickt. Diejenigen Körnchen, welche beiläufig ins Centrum des Gesichtsfeldes zu liegen kommen, zeigen dieses Verhalten nicht, und je weiter ein Körnchen vom Centrum des Gesichtsfeldes abseits liegt, eine desto längere Leiste kann man von ihm aus durch verschiedene Einstellung verfolgen. Das geschilderte Bild der regelmässigen Quer- und Längsstreifung verliert an gewissen Stellen durch einen dunkleren, mattgefärbten, ziemlich breiten Längsstreifen an Deutlichkeit, der, wie schon erwähnt wurde, an mehreren Stellen die ganze Länge der Muskelfaser durchzieht. Hie und da liegt in ihm ein eiförmiger Kern eingelagert. Dieser breite Streifen ist deutlich feinkörnig und reducirt das Gold nicht in dem Maasse, wie die besprochenen Körnchen. Er entspricht einem in die Muskelfaser eingelagerten Streifen von ungeformtem Protoplasma, welches die ganze Muskelfaser durchzieht, und in welchem Kerne eingeschlossen erscheinen.

Die Schilderung des Oberflächenbildes der in Rede stehenden Fasern ist von Retzius in so erschöpfender Weise gegeben worden, dass ich wohl darauf Verzicht leisten kann, die näheren Details hier nochmals vorzubringen. Ich will vielmehr blos auf die Arbeit dieses Autors hinweisen, indem ich Alles, was derselbe in dieser Beziehung sagt, durchaus bestätigen kann. Die Verschiedenheiten, welche zwischen der Deutungsweise von Retzius und meinen Anschauungen bestehen, sollen erst nach Schilderung des Querschnittsbildes zur Sprache kommen, indem gerade dieses im Vereine mit dem Oberflächenbild eine richtige Auffassung des Baues dieser Muskelfasern ermöglicht.

Fertigt man von einem in der oben beschriebenen Weise vergoldeten Muskel Querschnitte an, oder, was noch besser ist, untersucht man ihn nach vorhergegangenem Gefrieren frisch, so bietet sich dem Untersucher ein auch schon von Retzius

beschriebenes, überaus schönes und überraschendes Bild dar. (Fig. 15 und 16.)

Die Muskelfasern, deren Gestalt am Querschnitt bald drehrund, bald ganz unregelmässig ist, zeigen in ihrem Innern gewöhnlich ein bis zwei Kerne, welche von einander getrennt gelegen sind und von einem Saume von Protoplasma umschlossen werden.

Dieser Protoplasmasaum besitzt in der nächsten Umgebung des Kernes seine grösste Dicke und verschmälert sich nach zwei bis drei Seiten ausstrahlend von dort aus, so dass lang gezogene Fortsätze von ihm auszugehen scheinen. Falls noch ein zweiter Kern vorhanden ist, begegnen sich diese Ausläufer, so dass man dann den Eindruck erhält, als hätte man zwei Zellen vor sich, welche durch einen langen schmalen Fortsatz miteinander in Verbindung stehen. Oftmals trifft man auch auf folgende Verhältnisse: Man sieht am Querschnitt der Muskelfaser zwei grössere Protoplasmaanhäufungen, in deren einer ein Kern liegt, während die andere keinen solchen aufweist. Trotzdem besteht ein langer Fortsatz, der diese beiden Protoplasmamassen mit einander verbindet. Von diesen protoplasmaumhüllten Kernen und ihren Fortsätzen sieht man nun äusserst feine Streifen zur Peripherie der Muskelfaser hinziehen, die in sehr kleinen Abständen von einander gelegen sind und von denen je zwei nebeneinander liegende fast parallel laufen.

Hie und da erscheinen zwei solcher benachbarter Streifen durch eine kleine Queranastomose mit einander verbunden, von der aus wiederum feine Streifen parallel bis zur Peripherie hinziehen. Es ist dies besonders an denjenigen Stellen der Fall, an welchen sie der gekrümmten Peripherie der Muskelfaser entsprechend divergiren müssten, und so wird es ermöglicht, dass die Abstände von zwei Streifen, welche nebeneinander liegen, in der centralen Gegend und knapp an der Peripherie gleich bleiben.

Der Querschnitt der Muskelfaser erhält durch diese Structur das Aussehen einer ungemein feinen Schraffirung, die vom centralen Protoplasma ausgehend, sich bis zur Peripherie erstreckt. An frisch untersuchten Muskeln, welche mit keinerlei Reagens in Berührung kamen, sind diese Fäden je nach der Einstellung entweder glänzend weiss oder schwarz; war der Muskel jedoch

früher vergoldet worden und ist das Präparat gelungen, so findet man sowohl das centrale Protoplasma, als auch alle eben beschriebenen feinen Streifen schwarz oder dunkelblau gefärbt, und so macht die ganze Zeichnung, wie auch schon Retzius hervorhebt, den Eindruck, als hätte man es mit einer Zelle zu thun, welche zahllose, überaus feine Fortsätze nach allen Seiten ausschickt. Der Umstand, dass die Abstände der einzelnen Streifen ungemein klein sind, konnte Retzius in Ungewissheit versetzen, ob er die hellen oder die dunklen Streifen, welche beide offenbar aus zwei verschiedenen Substanzen bestehen, als die contractile Substanz ansprechen solle. Einerseits die Fähigkeit der Kittsubstanz Goldchlorid zu reduciren, und anderseits die schon zu wiederholten Malen beobachtete Thatsache, dass die contractile Substanz sich dem Goldsalze gegenüber indifferent verhält, dürfte wohl als hinreichender Beweis dafür gelten können, dass die nach Goldimprägnation sichtbaren, schwarzen Linien Kittsubstanzleisten sind.

Ausser der besprochenen stellenweisen Vereinigung zweier benachbarter Kittleisten vermag man weder an frischen, noch an Goldpräparaten zwischen den einzelnen dunklen, respective hellglänzenden Streifen irgend welche feinere Streifen wahrzunehmen; auch Retzius war dies nicht gelungen.

Setzt man jedoch zu einem, von einem gefrorenen Muskel stammenden frischen Querschnittspräparate, welches in einer 0·6% Kochsalzlösung liegt, unter dem Deckglase einen Tropfen einer verdünnten Säure (z. B. Essigsäure) hinzu, beschleunigt dadurch, dass man auf der andern Seite einen Streifen von Fliesspapier an das Deckgläschen anlegt, das Zufliessen dieser Säuremischung und beobachtet während des Zufliessens bei starker Vergrösserung (Reichert $^1/_{20}$ Imm.) eine schon früher eingestellte, besonders deutliche Stelle, so wird man in dem Augenblick, wo die Säure zu wirken beginnt, ein überaus fein gezeichnetes Bild zu Gesichte bekommen. (Fig. 17.)

Man sieht zwischen je zwei Kittleisten eine sehr zarte Querstrichelung auftreten. Es sind kleine, sehr dünne Brücken von Kittsubstanz, die sich zwischen je zwei Kittleisten ausspannen und an den Stellen, an denen sie mit denselben in Berührung stehen, eine oft deutliche Verdickung zeigen.

Durch diesen Umstand gewinnt der Raum, den sie umschliessen, eine rundliche Gestalt. In ihm liegen die Querschnitte der Muskelprimitivfibrillen, die also zwischen je zwei Kittleisten reihenweise eingebettet liegen und von denen wieder jede einzelne durch eine noch viel zartere Kittleiste von ihrer Nachbarin getrennt ist. Dieses eben besprochene Verfahren, die Querschnitte der einzelnen Fibrillen sichtbar zu machen, hat jedoch einen Nachtheil. Sobald nämlich die Quellung der Muskelfaser Fortschritte gemacht hat, verschwindet die beschriebene Zeichnung vollkommen. Man ist daher auch nicht im Stande, Dauerpräparate anzufertigen, welche diese Zeichnung besitzen würden, sondern ist darauf angewiesen, immer nur frische Objecte zu untersuchen.

Trotzdem die von mir mit Gold behandelten Muskeln eine sehr vollkommene Reduction zeigten, konnte ich eine ähnliche Zeichnung an ihnen nie beobachten, doch scheinen kleine Buckel und Erhabenheiten, welche man in Goldpräparaten an den einzelnen Kittleisten stets zu beobachten Gelegenheit hat, denjenigen Stellen zu entsprechen, an welchen secundäre Kittleistchen mit ihnen im Zusammenhang stehen.

Die Goldmethode, welche für die gröberen Structurverhältnisse sehr schöne und brauchbare Bilder zu liefern vermag, lässt offenbar in Folge der zu starken Quellung der contractilen Substanz durch die nothwendig vorhergehende Säuerung den Untersucher hier im Stich.

Um das genauere Verständniss des Baues dieser Muskelfasern anzubahnen, wird es nothwendig sein, das Querschnittsbild mit der am Oberflächenbilde der vergoldeten Muskelfaser zu beobachtenden Zeichnung zusammenzustellen. Die feinen Körnchen, die an letzterem die Querstreifung bedingen, lassen sich, wie schon hervorgehoben wurde, eine kleine Strecke weit in die Tiefe verfolgen. Die am Querschnittsbilde beobachteten radiär gerichteten, zarten Kittleisten, welche von dem centralen körnigen Protoplasma zur Peripherie zu ziehen scheinen, bedingen offenbar diese punktförmige Zeichnung an der Oberfläche und eben dadurch auch jene gröberen und feineren Querstreifen, wie sie an gequellten Goldpräparaten schon oft beschrieben wurden. Die feinen Längslinien, welche, wie man am Zupf-

präparat zu sehen Gelegenheit hat, je zwei übereinander stehende Pünktchen verbinden, sprechen dafür, dass die denselben am Querschnitt entsprechenden Kittleisten der Länge nach durch eine dünne Platte derselben, das Gold reducirenden Substanz verbunden wird. Diese feinen Kittsubstanzplatten reichen nun von einer Kittleiste zur andern und erstrecken sich auf diese Weise in Form parallel zu einander angeordneter Lamellen durch die ganze Länge der Muskelfaser hindurch und bedingen, dass die contractile Substanz zwischen ihnen auch in Form dünner Lamellen eingebettet ist. Diese letzterwähnten Lamellen werden durch eine Reihe hintereinander liegender Fibrillen gebildet, welche selbst wieder durch überaus zarte Wände von Kittsubstanz von einander isolirt werden. Jede einzelne Fibrille ist also seitlich von zwei dickeren, den primären, radiär gestellten Kittlamellen, beziehungsweise Kittleisten begrenzt, und ausserdem noch durch zwei secundäre, senkrecht zu jenen (in tangentialer Richtung) verlaufende Kittlamellen von je einer Nachbarfibrille getrennt.

Schon bei Besprechung des Oberflächenbildes wurde eines matten, durch Goldbehandlung sich weniger färbenden Stranges in der Muskelfaser gedacht, welcher dieselbe ihrer ganzen Länge nach durchzieht, und in dem die Kerne der Muskelfaser eingeschlossen sind.

Die Art und Weise, wie sich derselbe am Querschnitt der Muskelfaser präsentirt, wurde ebenfalls des Näheren beschrieben.

Schon Leydig[1] erwähnt von den Muskelfasern der Spinnen und Insecten, dass dieselben „in ihrem Inneren einen gewissen embryonalen Character beibehalten“. Mit diesen Worten kennzeichnet er treffend den Zustand, in dem sich das Protoplasma an jener Stelle befindet, da, während die ganze Muskelfaser aus contractiler und Kittsubstanz besteht, dieser Theil noch durch ungeformtes Protoplasma gebildet wird und vermuthlich zugleich die Saftbahn der Muskelfaser vorstellt. Die Kerne, welche in ihm eingeschlossen sind, liegen in kleinen Abständen von einander entfernt, so dass es leicht geschieht, dass man am

[1] Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857, pag. 135.

Querschnitt, wie dies auch schon besprochen wurde, statt eines centralen Kernes mit Protoplasmamantel blos körniges Protoplasma ohne einen Kern antrifft.

Wollte man sich den Bau dieser Muskelfasern schematisch zurechtlegen, so könnte dies etwa in folgender Weise geschehen.

Man denke die Muskelfaser als einen Cylinder mit einem axialen Strange nicht contractiler Substanz, welche sich allseitig in äusserst dünne Längsplatten fortsetzt, die, im Wesentlichen radial gestellt, sich bis an den Mantel des Cylinders erstrecken. Der Abstand zwischen je zwei dieser Kittsubstanzplatten ist gleich dem Durchmesser der Primitivfibrillen, welche den spaltförmigen Zwischenraum zwischen je zwei Kittplatten in radial gestellten Reihen ausfüllen. Jedem Querstreifen entsprechend haben die Kittplatten leistenartige, rechtwinklig zur Cylinderaxe verlaufende Verdickungen, die Kittleisten, welche in totaler Verkürzung gesehen als dunkle, in Quer- und Längsreihen angeordnete Punkte erscheinen, während die Kittplatten hiebei als feine, diese Punkte in der Längsrichtung verbindende Linien sichtbar werden.

Der Querschnitt dieses Hohlcylinders muss dann auch eine dem Muskelfaserquerschnitt analoge Zeichnung besitzen, indem hier von einem centralen Hohlraum radiär gestellte Streifen an die Peripherie ziehen.

Diese Auffassung des Baues der weissen Muskeln des Schwimmkäfers steht im wesentlichen Widerspruche zu der Art und Weise, wie Retzius seine Befunde deutet. Er fasst die centrale Protoplasmamasse mit ihren Kernen, wie sie sich am Querschnitt darstellt, als Zellenreihe auf, von der aus feine Fäden nach allen Seiten, und zwar in gleichen Abständen von einander und in parallel übereinander liegenden Ebenen ausstrahlen und die sogenannten Fadennetze bilden.

Diese Ansicht, der neuerdings auch Bremer beipflichtet, ist darnach angethan, alle bisherigen Anschauungen, welche man von der Vertheilungsart der contractilen und der Kittsubstanz hatte, umzustossen.

Vor Allem möchte ich bemerken, dass es wohl irrig ist, eine Figur, wie sie am Querschnitte einer solchen Muskelfaser hervortritt, eine Zelle zu nennen, umsomehr, wenn man in der Lage ist, sich über die Entstehungsweise derselben Klarheit zu verschaffen,

indem man das Oberflächenbild mit in Betracht zieht. Die Protoplasmasäule, welche man hier wahrnimmt, mit ihren vielen Kernen, kann offenbar durch Querschnitte in sehr viele Theile zerlegt gedacht werden, die fast alle dasselbe Bild einer verzweigten Zelle darbieten müssen, wie dies auch neuerdings Rabl [1] ausführt.

Was die Fadennetze von Retzius anbelangt, so glaube ich mit meiner Auffassung des Baues dieser Muskelfasern der Wahrheit näher zu treten. Es waren vor Allem die beschriebenen Verbindungslinien, welche am Oberflächenbilde zwischen je zwei Körnchen zweier übereinander gelagerter Querstreifen zu sehen sind, welche mich bewogen, einen lamellösen Bau dieser Muskelfasern anzunehmen und dies umsomehr, als ich im Stande war, die einzelnen Fibrillenquerschnitte als zwischen den Kittsubstanzlamellen reihenweise angeordnet zu erkennen. Dadurch wird zugleich eine einheitliche Auffassung des Baues der weissen und gelblichen, auf den ersten Blick so sehr verschiedenen Muskeln angebahnt.

Ähnlich wie bei den Flugmuskeln beobachtete ich auch bei den weissen Muskeln individuelle Verschiedenheiten, welche jedoch bei diesen oft viel erheblicher sind als bei jenen.

Ein mehr unwesentliche Abweichung von dem lamellösen Bau, wie er bei *Dytiscus marginalis* beschrieben wurde, findet sich in den weissen Muskeln von *Musca.* (Fig. 18.) Ein Querschnitt einer solchen Muskelfaser zeigt ausser der radiären Streifung noch eine Eigenthümlichkeit, welche auch schon Retzius hervorhebt. Die einzelnen Kittleisten, die im Übrigen mit den vom Schwimmkäfer beschriebenen, ein durchaus analoges Verhalten zeigen, besitzen alle in ziemlich gleichen Abständen von der Peripherie eine Anschwellung, so dass neben der natürlichen Begrenzungslinie der Muskelfaser noch eine zweite Linie im Innern derselben zu verlaufen scheint, welche der ersteren in allen Richtungen folgt, so dass es oft den Anschein gewinnt, als wäre dieses Bild etwa dadurch entstanden, dass sich die Muskelfaser an ihrer Peripherie gleichmässig umgebogen hat und so in ihren peripherischen Theilen in einen Wulst umgewandelt wor-

[1] Morphologisches Jahrbuch von Carl Gegenbauer. Band. X. C. Rabl, Über Zelltheilung, pag. 313.

den wäre, welcher eine doppelte Contourirung derselben vortäuscht.

Ähnliches, wenn auch nicht in jener Regelmässigkeit, findet man bei *Staphylinus.* (Fig. 19.) Die einzelnen Kittleisten zeigen auch hier Verdickungen, doch stehen dieselben nicht alle in einer Reihe, wie in den weissen Muskeln von *Musca* und geben so dem Querschnittsbild ein eigenthümliches, fleckiges Aussehen. Falls sie in grosser Anzahl vorhanden sind, verursachen sie, dass der ursprünglich deutlich lamellöse Bau einer Mosaïk gewichen zu sein scheint, welche an die Zeichnung der Cohnheim'schen Felder erinnert.

Die weissen Muskeln von *Lithobius* (Fig. 20) zeigen ebenfalls, doch in anderer Richtung, eine Structurverschiedenheit mit den Muskeln des geränderten Schwimmkäfers. Während bei diesem fast jede einzelne Kittleiste von dem centralen Protoplasma bis zur Peripherie der Muskelfaser reicht, bestehen in den Muskeln jener grössere Kittleisten, welche mit einander gleichsam einen Stamm bilden, von dessen Ästen aus erst feine Verzweigungen bis an die Peripherie der Faser reichen.

Alle diese hier angeführten individuellen Verschiedenheiten lassen noch immer das Princip des lamellösen Baues durchblicken, wenn man auch oft besonderer Hilfsmittel, wie der Quellung durch eine Säure bedarf, um es an jedem einzelnen Muskelfaserquerschnitt zu erkennen.

Ganz andere Structurverhältnisse scheinen jedoch bei *Oryctes nasicornis* vorzuliegen. Die weissen Muskelfasern, welche bei diesem Käfer in bedeutender Minderzahl vorhanden sind, zeigen auf dem natürlichen Oberflächenbilde ein mit den analogen Fasern des Schwimmkäfers vollkommen gleichartiges Aussehen. Betrachtet man jedoch den Querschnitt einer solchen Muskelfaser, so überzeugt man sich, dass ein lamellöser Bau hier nicht besteht, dass dieselben vielmehr genau dieselbe Felderzeichnung aufweisen, wie die quergestreiften Muskeln der Wirbelthiere.

Dieser Befund wiederholt sich bei den weissen Muskeln von *Carabus* und deutet darauf hin, dass der lamellöse Bau der Muskeln der Beine bei den Insecten durchaus nicht allgemein ist, dass vielmehr hierin individuelle Verschiedenheiten bestehen, die durch bisher unbekannte Umstände bedingt werden.

Die verhältnissmässig geringe Anzahl von Species, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, lassen bezüglich der Häufigkeit des lamellösen Baues der weissen Insectenmuskeln keine Schlüsse zu; ich muss es desshalb Anderen überlassen, zu ermitteln, an welche Umstände oder Fähigkeiten dieser Bau der Muskelfasern gebunden ist.

Der scharf ausgesprochene Unterschied, welcher zwischen der Structur zweier schon längst bekannter Muskelarten der Insecten besteht, im Verein mit dem Umstande, dass ich mich gedrängt sah, für die weissen Muskeln eine andere Anschauung zu gewinnen, als welche Retzius und Bremer für sie aufrecht hält, bewogen mich, diese Resultate meiner Arbeiten in Kürze mitzutheilen.

Erst nachträglich, als vorstehende Arbeit bereits im Drucke war, wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass Rollet in seiner Abhandlung „*Zur* Kenntniss des Zuckungsverlaufes quergesteifter Muskeln" (Sitzgsb.. d. k. Akad. d. Wissensch. III. Abth. 1884 Bd. LXXXIX) bezüglich des histologischen Aufbaues der Käfermuskeln eine vorläufige Mittheilung gemacht hat, welche annehmen lässt, dass derselbe die oben geschilderten Verschiedenheiten zwischen den Flugmuskeln und den Muskeln der Beine früher schon beobachtet hat.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Ein kleineres Fibrillenbündel aus dem Thorax von *Oryctes nasicornis*. Zu beiden Seiten sieht man die fetthaltige Zwischensubstanz. — Hartnack. Oc. 3. Obj. 7.

2. Ein grösseres Fibrillenbündel aus den Flugmuskeln von *Oryctes nasicornis*. Auf demselben sind feine Tracheennetze sichtbar. — Hartnack Oc. 3. Obj. 4.

3. Ein Fibrillenbündel aus den Flugmuskeln von *Dytiscus marginalis*. Die feineren Tracheenäste scheinen in das Bündel einzudringen. Hartnack. Oc. 3. Obj. 7.

4. Querschnitt eines Fibrillenbündels aus dem Thorax von *Oryctes nasicornis* frisch in 0·6% Kohhsalzlösung. Die fetthaltige Zwischensubstanz umgibt das ganze Bündel; in ihr liegen Tracheen eingebettet, welche feine Äste in das Innere des Bündels entsenden. Weitere Theilungen dieser Äste sind nicht sichtbar. Hartn. Oc. 3. Obj. 4.

5. Querschnitt eines grösseren Fibrillenbündels aus den Flugmuskeln von *Orytes nasicornis*. Ein grösserer Tracheenzweig gibt an zwei Bündel Seitenzweige ab, von denen aus feine Äste in dieselben eindringen und sich hier theilen. Ausserdem treten noch von verschiedenen Seiten grössere und kleinere Tracheenäste an das Bündel heran und entsenden gleichfalls kleinere, sich theilende Zweigchen in dasselbe. Die Anastomosen der feinsten Zweigchen bestehen nur scheinbar. Aus einem in frischem Zustand gefrorenen Präparate, welches in 0·6% Kochsalzlösung gelegen war, und zu dem Glycerin zugesetzt wurde. Hartnack. Oc. 3. Obj. 8.

6. Aus den Flugmuskeln von *Dytiscus marginalis*. Die Verzweigungen der Tracheen in den Fibrillenbündeln. Von den feinsten Verästelungen gilt das Gleiche wie bei Fig. 5. Hartnack. Oc. 3. Obj. 7.

7. Ein Fibrillenbündel aus den Flugmuskeln von *Musca vomitoria* nach Härtung in Alkohol, Färbung mit Hämatoxylin und nachträglicher Einbettung in Chloroformparaffin. Man sieht nur die Richtungen der grösseren Tracheenäste angedeutet. Hrtn. Oc. 3. Obj. 8.

8. Eine Partie aus einem Fibrillenbündelquerschnitt vom Flugmuskel von *Oryctes nasicornis*. Man sieht die Querschnitte der einzelnen Fibrillen; zwischen diesen Fetttröpfchen, interstitielle Körner und feinste Tracheenzweigchen. (Aus einem frischen Präparate nach Zusatz von Glycerin.) Hartn. Oc. 3. Obj. Reichert $1/_{20}$ Imm.

9. Ein Theil eines Fibrillenbündelquerschnittes vom Flugmuskel von *Oryctes nasicornis* frisch in 0·6% Kochsalzlösung nach Zusatz verdünnter Essigsäure. Die Tracheen sind nicht sichtbar; man erkennt nur an der radiären Stellung der Fibrillenquerschnitte jene Stellen, an denen Tracheenäste in das Fibrillenbündel eintreten. Hartnack. Oc. 3. Obj. 8.

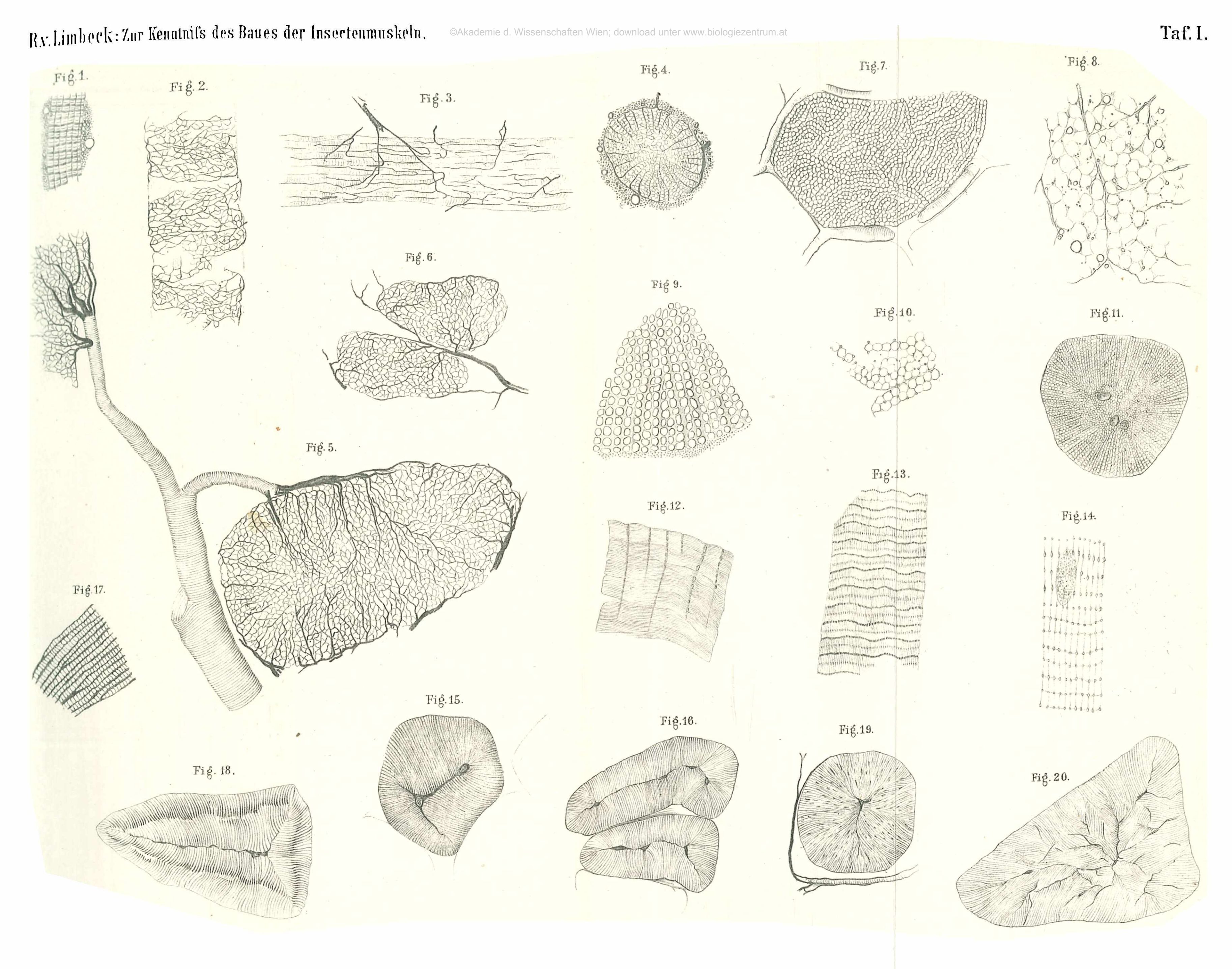

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 6.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 5.
Fig. 13.
Fig. 12.
Fig. 14.
Fig. 17.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 19.
Fig. 18.
Fig. 20.

Fig. 10. Aus dem Flugmuskel von *Musca domestica* nach Härtung in Alkohol und nachträglichem Einschluss in Chloroformparaffin. Man sieht neben den einzelnen kreisrunden Fibrillenquerschnitten interstitielle Körner liegen. Hartnack. Oc. 3. Obj. Reichert $1/_{20}$ Imm.

11. Querschnitt einer gelben Muskelfaser von *Tegenaria domestica.* Man sieht radiär gestellte, sehr kleine Fibrillenquerschnitte, zwischen denen drei Kerne liegen. Tracheen sind nicht sichtbar. Hartnack. Oc. 3. Obj. 8.

12. Oberflächenbild einer Muskelfaser aus dem Hüftmuskel von *Dytiscus marginalis* nach Behandlung mit Chlorgold. Man gewahrt ausser einer feinen Querstreifung noch matter gefärbte parallel mit der Axe der Faser verlaufende Streifen, in welchen rundliche Kerne liegen. Hartnack. Oc. 3. Obj. 4.

13. Dieselbe Muskelfaser bei stärkerer Vergrösserung. Man sieht, dass die einzelnen Querstreifen durch aneinander gereihte Pünktchen gebildet werden. Hartnack. Oc. 3. Obj. 8.

14. Eine Partie aus derselben Faser. Man kann einzelne Pünktchen eine Strecke weit in die Tiefe verfolgen. Hartn. Oc. 3. Obj. Reich. $1/_{20}$ Imm.

15. Querschnitt einer vergoldeten weissen Muskelfaser von *Dytiscus*, Die einzelnen, zur Peripherie hinziehenden Streifen zeigen kleine, durch Goldreduction bedingte Ungleichheiten. Hartn. Oc. 3. Obj. 8.

16. Querschnitt zweier weisser Muskelfasern von *Dytiscus marginalis* frisch in 0·6% Kochsalzlösung. Hartn. Oc. 3. Obj. 7.

17. Ein Theil aus einem Querschnittsbild einer weissen Muskelfaser vom Schwimmkäfer frisch im Momente der Einwirkung von verdünnter Essigsäure. Zwischen den primären Kittleisten sieht man kleine, secundäre Leistchen, welche die Querschnitte einzelner Fibrillen von einander abgrenzen. Hartn. Oc. 3. Obj. Reichert $1/_{20}$ Imm.

18. Querschnitt einer weissen Muskelfaser von *Musca domestica.* Die einzelnen Kittleisten besitzen Anschwellungen, welche alle in ziemlich gleicher Entfernung von der Peripherie der Faser entfernt sind. Hartn. Oc. 3. Obj. Reichert $1/_{20}$ Imm.

19. Querschnitt einer weissen Muskelfaser von *Staphylinus.* Durch unregelmässig vertheilte Anschwellungen der Kittsubstanzleisten wird ein fleckiges Aussehen des Querschnittsbildes bedingt. Zugleich sieht man einen Tracheenast sich der Peripherie der Faser anschmiegen, der jedoch keine Zweige in dieselbe entsendet. Hartn. Oc. 3. Obj. 8.

20. Querschnitt einer weissen Muskelfaser von *Lithobius.* Die einzelnen dickeren Kittleisten geben nach allen Seiten dünnere ab. Hartn. Oc. 3. Obj. Reichert $1/_{20}$ Imm.